薜荔榕小蜂产卵和传粉行为

陈 勇[1]，李宏庆[2]，马炜梁[2]

（1. 宁德师范高等专科学校生物系，福建宁德 352100；
2. 华东师范大学生物系，上海 200062）

摘要：薜荔榕小蜂 *Blastophaga pumilae* 是薜荔的传粉昆虫，栖息于薜荔隐头花序中，在其生物学行为中以钻入花序产卵或传粉最为关键。研究表明：薜荔榕小蜂钻入花序平均费时 69.48 min，标准差 13.26 min；伤残程度很高并能在伤残的情况下完成产卵或传粉；卵的尾丝能起标识作用避免重复产卵；进入雌花序的小蜂具逃离花序的行为但不能实现；1 只小蜂平均产 528 个卵或为1 072.4朵雌花授粉。

关键词：薜荔；薜荔榕小蜂；产卵；传粉

中图分类号：Q969.545.5　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296（2003）01-0035-05

Egg-laying and pollinating behavior of *Blastophaga pumilae*

CHEN Yong[1]，LI Hong-Qing[2]，MA Wei-Liang[2]（1. Department of Biology，Ningde Teachers College，Ningde，Fujian 352100，China；2. Department of Biology，East China Normal University，Shanghai 200062，China）

Abstract：As an insect pollinator of *Ficus pumila*，*Blastophaga pumilae* lives in the syconia of this fig. Female wasps of *B. pumilae* enter syconia of this fig either to oviposit or pollinate. The average time for *B. pumilae* to enter syconia was 69.48 min（*SD* 13.26 min）. Although the injury rate of the wasps that enter syconia was quite high，they can nonetheless complete egg-laying or pollination. The tail fibers of eggs cause females to avoid laying eggs again in the same ovary. Once the wasps have entered female syconia，they try but are unable to escape. Typically，one female wasp can lay 528 eggs or pollinate 1 072.4 flowers.

Key words：*Ficus pumila*；*Blastophaga pumilae*；oviposition；pollination

榕小蜂科（Agaonidae）昆虫是一类栖息于榕属 *Ficus* 植物隐头花序中并与榕树种子形成密切相关的传粉昆虫，现已知榕树的祖先榕叶属 *Ficophyllum* 起源于白垩纪，榕小蜂的祖先小蜂总科（Chalcidiodea）的一些种类早在侏罗纪就已经出现（Galil *et al.*，1973）。最初榕小蜂从榕树获得食物建立起原始的生态关系，在以后的演化过程中榕树花序的逐步特化仅为某一种榕小蜂提供繁衍栖息的场所并依赖其传粉，至今已构成了不可互缺专一性的生态关系（陈勇等，1997）。此类共生关系的建立和维持不但依赖共生双方在形态结构上的高度互适、生理生态上互相吻合、生活史上互相衔接（马炜梁等，1997），而且与榕小蜂的生物学行为密切相关。Galil 和 Eisikowitch（1968）研究发现东非埃及榕小蜂 *Ceratosolen arabicus* 雄蜂具有开掘出飞孔的行为，否则雌蜂无法出飞死于花序腔中；Galil 等（1973）研究发现哥斯达黎加的 2 种榕小蜂（*Blastophaga estherae* 与 *B. tonduzi*）有装载花粉、主动传粉的行为；我国西双版纳的聚果榕小蜂 *Ceratosolen* sp. 有标记瘿花柱头，抢占繁殖资源的行为（杨大荣等，2001）。然而，至今榕小蜂生物学行为研究大多针对雌雄同株榕树的榕小蜂，本研究选择异株类型的传粉昆虫为材料，以期从生物行为学的角度出发，为动、植物的协同进化，传粉生态研究以及榕树这类热带雨林关键种（许再富，1994）的生物多样性保护等提供基本资料。

1 材料和方法

1.1 材料和样地

1.1.1 材料：薜荔榕小蜂 *Blastophaga pumilae*（以下简称小蜂）为薜荔 *Ficus pumila* 的传粉昆虫

基金项目：国家自然科学基金资助项目（39670134）

作者简介：陈勇，男，1954 年生，南京人，副教授，主要从事榕-榕小蜂共生体系的研究，E-mail：yly9961@public.ndptt.fj.cn

收稿日期 Received：2002-01-17；接受日期 Accepted：2002-12-06

（Hill，1967；Wiebes，1993），雌雄二型，雌蜂有翅能飞行，进入薜荔隐头花序（以下简称花序）产卵或传粉，雄蜂无翅，完成交尾后死亡。

薜荔雌雄异株，分别产生雌、雄花序（马炜梁和吴翔，1989）。花序顶端孔道内着生数百苞片，致使花序腔与外界隔离。苞片由外至内可分为口部苞片、通道苞片和腔内苞片。花有3种类型：雌花序中仅有雌花，雌花花柱长，受粉后结实；雄花序中有瘿花和雄花，瘿花花柱短，柱头喇叭状，子房被小蜂产卵后发育成虫瘿，雄花迟熟待虫瘿中小蜂羽化之时花药方才开裂。雌小蜂出飞后花粉被传往新一期的花序。

1.1.2 样地：选择福建省宁德市南山小溪东岸为样地，位于东经119°37′，北纬26°35′，面积约0.5 km^2，以样地内所有的12株薜荔成株为样株。

1.2 方法

1.2.1 取样：于春季4~5月间小蜂出飞时野外观察取样，过花序通道边缘纵切体视镜下观察小蜂钻入花序的行为；取开花后期（花期约7~8天）的雌、雄花序各10个，室内镜检进入花序腔的小蜂数量和伤残情况；多次摘取雌、雄花序，于室内在花序壁上开窗，体视镜下观察小蜂产卵、传粉行为；取已被产卵的瘿花，FAA固定，石蜡包埋切片，镜检确定卵的位置。

1.2.2 套袋、放蜂实验：采用尼龙绸缝制袋子，在花序口部苞片上翘小蜂进入之前数天将40个花序（雌、雄各半，下同）套住，阻止榕小蜂进入花序。待口部苞片上翘时，解开袋子20个花序各让1只自然界飞来的小蜂钻入通道后记录时间，采下花序横切，观察小蜂进入腔中所费时间；解开袋子10个花序各让1只小蜂钻入后重新套住，进行单蜂传粉、产卵力的研究，其余10个花序阻绝小蜂进入为对照组。

2 结果和分析

2.1 钻入花序腔的行为

薜荔的雌、瘿花成熟时，花序孔道最外3~5片革质口部苞片上翘（图1），意味花序通道对小蜂开放。受精后携粉的雌小蜂飞来停在花序外壁，稍事停留后顺着贴伏绒毛准确无误地爬向花序口，到达花序口后即将前足插入通道苞片间，接着头也钻入其间，显出强烈地钻入花序的欲望，纵剖花序体视镜下观察表明，雌小蜂将触角粗大的柄节上顶，前足伸向前方，当柄节下降藏入颜面凹陷时，前足拉后足奋力后蹬，乘势向前推进，如此往复在具一定弹性空间的通道苞片间步步推进。薜荔花序排列紧密多达40~50片的通道苞片构成了雌小蜂漫长的征途。记录小蜂从钻入花序至到达腔内的时间（表1）。从表1可以看出：10只小蜂进入雌花序最快的38.2 min，最慢的72.0 min，平均费时60.49 min，标准差9.09 min；10只小蜂进入雄花序腔最快的54.0 min，最慢的90.2 min，平均费时78.46 min，标准差10.45 min；小蜂进入雌花序相对较快，雌花序通道苞片较雄花序略显疏松，20只小蜂进入雌、雄花序平均费时69.48 min，标准差13.26 min。

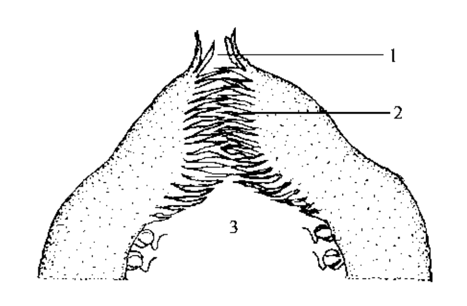


图1 花序的孔道

Fig.1 Passage of syconium

1. 小孔 ostioe；2. 苞片 bracts；3. 花序腔 syconium cavity

表1 薜荔榕小蜂钻入薜荔花序花费的时间（min）

Table 1 Time required for *Blastophaga pumilae* to enter *Ficus pumila* syconium cavity

序号 No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	范围 Duration	平均 Means ± *SD*
雌花序 female syconium	38.2	60.0	63.0	59.5	60.5	72.0	67.0	55.2	65.0	64.5	38.2~72.0	60.49 ± 9.09
雄花序 male syconium	74.0	73.8	87.6	79.0	88.0	54.0	75.5	79.5	83.0	90.2	54.0~90.2	78.46 ± 10.45

解剖雌、雄花序各10个，室内解剖镜检花序腔中小蜂伤残情况（表2）。表2显示：（1）进入20个花序中的49只小蜂全成了伤残者，伤残程度依次为触角鞭节缺失（100%），前、后翅脱落（87.78%、67.35%），前、中、后足完全或部分节缺失（18.37%、18.37%、12.24%）。（2）花序腔

中只见雌小蜂，小蜂是唯一能进入花序的昆虫。(3) 进入雌雄花序的小蜂数量及伤残程度没有规律性差异，雌、雄花序对小蜂的吸引力相同，小蜂进入雌、雄花序的伤残度相近。

小蜂进入花序腔是产卵和授粉必要的前提，尽管小蜂具有特殊的形态结构，但在通道苞片间的钻行仍是一个艰难的历程，必须耗费大量时间和体力，体力不支者往往死于苞片间，及至进入花序腔者都成为伤残者，它们须在受损伤的情况下完成产卵或传粉的使命。

表 2　进入花序腔的小蜂伤残情况

Table 2　The injury rate of the *Blastophaga pumilae* that enter *Ficus pumila* syconium cavity

花序 Syconium	进入只数 Numbers entered	伤残部位及小蜂数量 Injured parts and numbers of wasps					
		触角 Antenna	前翅 Fore wings	后翅 Hind wings	前足 Fore legs	中足 Middle legs	后足 Hind legs
雄花序 male syconium	26	26	21	17	5	4	3
雌花序 female syconium	23	23	22	16	4	5	3
总数 total	49	49	43	33	9	9	6
损伤率 injury ratio	100.00	100.00	87.78	67.35	18.37	18.37	12.24

注 Note：花序腔中未见其它昆虫 No other insects found in syconium cavity

2.2　产卵

只有进入雄花序腔的小蜂才获得繁殖资源。它们首先在瘿花柱头面上爬行并清理体表和伤口，然后将产卵器从柱头的喇叭口插入花柱，把卵产在瘿花子房的胚珠内（图 2）。石蜡切片表明，卵的确切位置在珠被与珠心之间，无一例外。小蜂产卵器长约 0.6 mm，产卵时恰好能使卵到达珠心边缘。小蜂的卵有 1 柔软而具韧性的长尾丝，当卵体部到达珠心边缘时，尾丝仍留在花柱道中，小蜂产卵时能感觉尾丝存在与否，有效地避免重复产卵，卵尾丝的存在成为瘿花子房已被产卵的标识。

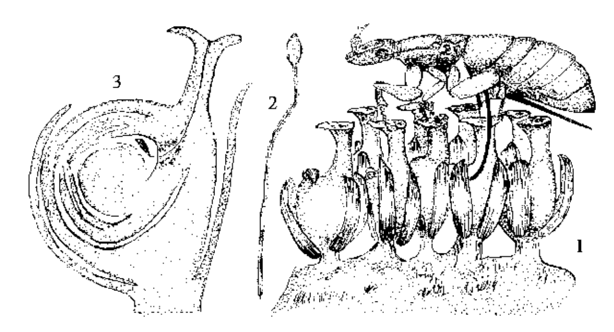


图 2　产卵和卵的位置

Fig.2　Oviposition and egg position

1. 产卵 oviposition；2. 卵 egg；3. 卵的位置 egg position

2.3　传粉的行为

小蜂产卵器与雌花柱不能匹配，进入雌花序腔的小蜂无法完成自身的繁殖，然而，正是这些小蜂在爬寻产卵场所之时身上粘附的花粉传到雌花柱头上。该小蜂没有花粉筐、花粉袋等结构，也无装载花粉、主动传粉的行为，其携带花粉依靠体表粘附，尤以体表凹陷、皱襞、小刚毛基部为多，然而，小蜂在爬寻产卵场所的过程中，不断用足清理体表，前足清理后足，最后将花粉传至前足胫、跗节踏在排列整齐的柱头上，提高了雌花受粉率。

观察表明，小蜂发觉无法产卵之时，具有试图钻出雌花序的行为，它们来到腔内总苞区域，钻入上翘朝向花序口的腔内苞片之间，由于小蜂具有朝下钻行的行为习性，其结果是仍回到花序腔中，重复以上爬寻的过程，如此往复直至力竭而亡，这就是小蜂为什么大多死于腔内苞片间的原因。如此看来，腔内苞片具有囚禁小蜂“迫使”其完成授粉使命的功能，雌花序是小蜂难以逃离的死亡陷井。

2.4　产卵和授粉能力

为了测定小蜂的授粉和产卵能力，人为地只让 1 只小蜂进入花序，1 个月后统计花序中果实和虫瘿的数目，并同自然状态下的花序和果序进行比较，结果见表 3。表 3 显示：(1) 对照组均不能结果或形成虫瘿，套袋能有效阻止小蜂进入花序。(2) 小蜂具有较强的授粉能力，1 只小蜂进入雌花序平均使 1 072.4 朵雌花结实，1 个雌花序中平均有 4 621.4 朵花，结实率达 23.21% 。(3) 小蜂产卵力相差较大，最少者仅产 366 个卵，最多可达 680 个，估计与伤残程度有关，平均可产 528 个卵并形成同等数量的虫瘿，1 个雄花序中平均有 3 939.8 朵瘿花，1 只小蜂的成虫瘿率为 13.40%。(4) 自然状态下雌、雄花序的结实率和成虫瘿率分别为 81.98%和 58.63%，虽有较大差别，但均为 3 ~4 只小蜂进入花序的结果，雌、雄花序对小蜂的吸引力相同得到进一步证实。

表 3 自然状态下和套袋后花序中形成的花、果实、虫瘿数量

Table 3 The number of flowers, fruits and galls formed in syconia with or without entry of a *Blastophaga pumilae* female

序号 No.	雌花序 Female syconium				雄花序 Male syconium			
	雌花 Female flower	果实 Fruit	果实(阻绝) Fruit (no *B. pumilae*)	果实(1 只小蜂) Fruil (*B. pumilae*)	瘿花 Gall flower	虫瘿 Gall	虫瘿(阻绝) Gall(no *B. pumilae*)	虫瘿(1 只小蜂) Gall (*B. pumilae*)
1	4 989	3 632	0	1 311	3 832	1 535	0	435
2	5 039	3 872	0	1 003	3 941	1 659	0	516
3	4 968	3 246	0	1 133	4 052	1 780	0	643
4	4 463	3 838	0	930	3 744	2 511	0	366
5	3 648	4 316	0	985	4 134	4 065	0	680
总数 total	23 107	18 944	0	5 362	19 699	11 550	0	2 640
平均 average	4 621.4	3 788.8	0	1 072.4	3 939.8	2 310	0	528

3 讨论

3.1 小蜂与薜荔的关系

昆虫与植物的关系以营养、栖息和运输三者最为重要(钦俊德和王琛柱,2001)。小蜂从薜荔获得营养和栖息场所(瘿花),薜荔为小蜂提供有生态保护作用的生境(花序),并依赖小蜂运输(花粉),二者建立起互惠共生关系,相互之间缺一不可,一方的绝灭将导致另一方的消亡。这种互惠共生关系无论是雌雄同株还是异株型榕树均是相同的,具有普遍性。

3.2 小蜂产卵、传粉行为的生物学意义

小蜂所具有的生物学行为中以钻入花序中产卵或传粉为关键,毕竟花序通道是共生双方种族延续的必经之路,正是小蜂在花序苞片间钻行的行为联结了二者的生活史,构成了榕-小蜂共生系统。本项实验表明薜荔的花序苞片数量多、排列紧密、有效地排除了其它昆虫介入共生体系,小蜂具备钻行行为成为唯一的受益者,拥有众多的繁殖资源,共后双方的高度专一性无疑缓和小蜂和其它昆虫的种间竞争,提高了植物的结实率,致使这种共生体系具有稳固性。

3.3 异株型榕树传粉小蜂行为的特殊性

实验表明,雌雄花序对榕小蜂的吸引力相同,雌花序靠模拟雄花序,因禁小蜂实现授粉,从这个角度看小蜂的授粉是“被迫”的。在此类传粉系统中,植物处于主导地位,演化出更为复杂的总苞结构,小蜂处被动地位相应地没有特殊的花粉携带器官和主动传粉的行为。然而,正是小蜂钻行行为特性导致进入雌花序者身陷囹圄,不能产生后代,同时,薜荔亦付出众多雄株瘿花的营养物质而不能形成种子,这种付出“代价”的共生更特化,它们均以共生对方的繁衍作为自身生存的前提。此外小蜂梳理身体的行为与雌雄同株传粉小蜂的主动传粉行为异曲同功。究竟怎样看待梳理行为的生物学功能,在雌雄异株共生体系中是否普遍存在尚待进一步研究。

参 考 文 献 (References)

Chen Y, Li H Q, Ma W L, 1997. Research on the mutualism system of fig trees and its pollinators. *Chinese Biodiversity*, 5 (1): 31–35. [陈勇,李宏庆,马炜梁,1997. 榕树-传粉者共生体系的研究. 生物多样性, 5 (1): 31–35]

Galil J, Eisikowitch D, 1968. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology*, 49 (2): 259–269.

Galil J, Ramirez W B, Eisikowitch D, 1973. Pollination of *Ficus costaricana* and *F. hemsleyana* by *Blastophaga estherae* and *B. tonduzi* in Costa Rica (Hymenoptera, Chalcidoidea, Agaonidea). *Tijdschr. Entomol.*, 116: 175–183.

Galil J, Zeroni M, Bar Shalom D, 1973. Carbon dioxide and ethylene effects in the coordination between the pollinator *Blastophaga quadraticeps* and the syconium in *Ficus religiosa*. *New Phytologist*, 72 (5): 1 113–1 127.

Hill D S, 1967. Fig-wasps (Chalcidoidea) of Hong Kong: I. Agaonidae. *Zoologische Verhandiligen Leiden*, 89: 3–55.

Ma W L, Chen Y, Li H Q, 1997. A summarize of the study on fig tree and its pollinators. *Acta Ecologica Sinica*, 17 (2): 209–215. [马炜梁,陈勇,李宏庆,1997. 榕树及其传粉者研究综述. 生态学报, 17 (2): 209–215]

Ma W L, Wu X, 1989. A preliminary study of symbioses between *Blastophaga pumilae* Hill (Hymenoptera) and *Ficus pumila* L. (Moraceae). *Acta Ecologica Sinica*, 9 (1): 9–14. [马炜梁,吴翔,1989. 薜荔榕小蜂 (*Blastophaga pumilae* Hill) 与薜荔 (*Ficus pumila* L.) 的共生关系. 生态学报, 9 (1): 8–14]

Qin J D, Wang C Z, 2001. The relation of interaction between insects and plants to evolution. *Acta Entomologica Sinica*, 44 (3): 360–365. [钦俊德,王琛柱,2001. 论昆虫与植物的相互作用和进化的

关系．昆虫学报，44（3）：360－364］

Wiebes J T，1993．Agaonidae（Hymenoptera，Chalcidoidea）and *Ficus*（Moraceae）：fig wasps and their figs，X（Wiebesia）．*Proc*．*Kon*．*Ned*．*Akad*．*Wetensch*．，96（1）：91－114．

Xu Z F，1994．*Ficus*：a keystone plant species in the tropical rainforest ecosystem of south Yunnan．*Chinese Biodiversity*，2（1）：21－23．［许再富，1994．榕树—滇南热带雨林生态系统中的一类关键植物．生物多样性，2（1）：21－23］

Yang D R，Zhao T Z，Wan R W，Zhang G M，Song Q S，2001．Study on pollination ecology of fig wasp（*Ceratosolen* sp．）in the tropical rainforest Xishuangbanna，China．*Zool*．*Res*．，22（2）：125－130．［杨大荣，赵庭周，王瑞武，张光明，宋启示，2001．西双版纳热带雨林聚果榕小蜂的传粉生态学．动物学研究，22（2）：125－130］